

Diagrama causal del efecto biocontrolador de la bacteria *Pasteuria* sp. sobre el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. en el cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.)

Causal diagram of the biocontrol effect of the bacterium *Pasteuria* sp. on the phytoparasitic nematode *Hirschmanniella* spp. in rice (*Oryza sativa* L.)

Joffre Enrique León Paredes¹; Carmen Genoveva Triviño Gilces²;

Moisés Enrique Martínez Soto³; Ana María Casassa Padrón⁴

{jleon@utb.edu.ec; ctrivino@utb.edu.ec;

moisesenriquemartinezsoto@fa.luz.edu.ve; acasassa@fa.luz.edu.ve}

Fecha de recepción: 01 de septiembre 2020 — **Fecha de aceptación:** 20 de noviembre de 2020

Resumen: La bacteria *Pasteuria* sp. actúa como agente biocontrolador de nematodos en diferentes cultivos. En la actualidad los rendimientos del cultivo del arroz podrán estar siendo afectados negativamente a nivel global y en el Ecuador por efecto del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. El objetivo de esta investigación es plantear un diagrama causal de un modelo teórico-hipotético de relaciones entre la bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. y el cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), como hospedero, cuyo propósito es tener una visión sobre la posible utilización de la *Pasteuria* sp. para el control de *Hirschmanniella* spp. en dicho cultivo. La metodología aplicada fue la de una investigación documental de fuentes primarias y secundarias y el análisis inductivo de las referencias consultadas. Se obtuvo como resultado un diagrama causal en el cual interactúan los tres entes biológicos en estudio, condicionados por la acción de otros factores bióticos y abióticos (edafoclimáticas principalmente), y factores relacionados al manejo integrado del cultivo. En este último aspecto, la liberación de esporas de *Pasteuria* sp. tiene un lugar relevante. Se concluye que la bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., podría servir como agente regulador del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. en el cultivo del arroz, siempre y cuando las condiciones inherentes al cultivo, el manejo integral del mismo y las condiciones edafoclimáticas, así lo permitan y favorezcan.

Palabras clave — Manejo integrado de nematodos, efecto supresor de bacterias biocontroladoras, condiciones edafoclimáticas, interacción hospedero, fitoparásito y biocontrolador.

¹Ingeniero Agrónomo, Magíster en Administración de Empresas.
Universidad Técnica de Babahoyo.

²Ingeniero Agrónomo, Magíster en Ciencias en Tecnología de Protección de los Cultivos,
Doctor Of Philosophy Major Agriculture An Food.
Universidad Técnica de Babahoyo.

³Ingeniero Agrónomo, Maestría en Ingeniería Ambiental, Doctorado Disciplina Académica.
Universidad Técnica de Babahoyo.

⁴Ingeniero Agrónomo.
Universidad Técnica de Babahoyo.

Cómo citar:

León Paredes, J. E., Triviño Gilces, C. G., Martínez Soto, M. E., & Casassa Padrón, A. M. (2021). Diagrama causal del efecto biocontrolador de la bacteria *Pasteuria* sp. Sobre el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. En el cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.). Pro Sciences: Revista De Producción, Ciencias E Investigación, 5(38), 70-85. <https://doi.org/10.29018/issn.2588-1000vol5iss38.2021pp70-85>

Abstract: The bacterium *Pasteuria* sp. acts as a biocontrol agent of nematodes in different crops. At present, rice yields may be negatively affected globally and in Ecuador by the phytoparasitic nematode *Hirschmanniella* spp. The objective of this research is to propose a causal diagram of a theoretical-hypothetical model of relationships between the biocontrolling bacterium *Pasteuria* sp, the phytoparasitic nematode *Hirschmanniella* spp. and the rice crop (*Oryza sativa* L.), as host, whose purpose is to have a vision on the possible use of *Pasteuria* sp. for the control of *Hirschmanniella* spp. in this crop. The methodology applied was that of a documentary research of primary and secondary sources and the inductive analysis of the references consulted. The result was a causal diagram in which the three biological entities under study interact, conditioned by the action of other biotic and abiotic factors (mainly edaphoclimatic), and factors related to the integrated management of the crop. In this last aspect, the release of spores of *Pasteuria* sp. has a relevant place. It is concluded that the biocontrol bacterium *Pasteuria* sp. could serve as a regulatory agent of the phytoparasitic nematode *Hirschmanniella* spp. in the rice crop, as long as the conditions inherent to the crop, its integrated management and the edaphoclimatic conditions allow and favor it.

Keywords — *Integrated nematode management, Suppressive effect of biocontrol bacteria, Edaphoclimatic conditions, Host-phytoparasite-biocontroller interaction.*

INTRODUCCIÓN

Cuando se trata de la relación hospedero-parásito se refiere la asociación de dos protagonistas que desempeñan funciones activas y fundamentales. Existen muchas interacciones parásito-hospedero, las cuales son particulares, dependiendo del parásito involucrado. (Palau, 2000)

Según Agrios (2005) las plantas sufren enfermedades cuando son atacadas por algún patógeno o son afectadas por un agente abiótico. Por lo tanto, para que se produzca alguna enfermedad en las plantas, deben entrar en contacto e interactuar por lo menos dos componentes, a saber, la planta hospedante y el patógeno.

A partir del inicio de la llamada revolución verde de mediados del siglo XX, la principal estrategia para el control de fitoparásitos en cultivos, se ha basado en la aplicación de productos químicos, llamado también agroquímicos. Pero, la misma ha entrado en un periodo de severas críticas ante la aplicación indiscriminada de estos productos en muchos campos de cultivo, lo cual ha provocado resistencia en los patógenos, daños ambientales, daños sobre la salud pública y elevación de los costos de producción, así como otras externalidades negativas.

Por tanto, en el siglo XXI está desarrollándose la llamada revolución azul o de la biotecnología, la cual se basa en un estudio más profundo de las relaciones bióticas y abióticas que ocurren en la naturaleza y de cómo éstas podrían ser gestionadas por los agricultores con la finalidad de obtener mejores resultados en los cultivos.

En este contexto se realiza la presente disertación en virtud que para el control de patógenos de cultivos, además de los agentes químicos pueden ser utilizados agentes biológicos llamados también biocontroladores, que pueden contribuir a mantener los equilibrios dinámicos entre los cultivos y los patógenos, todo esto en el campo del denominado manejo integrado de cultivos.

En el caso concreto de esta investigación, el hospedero es el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.). Su importancia radica en ser uno de los cultivos ampliamente sembrados a nivel global. Según la FAO (2019), a nivel mundial en el año 2017 se produjo 769.657.791 TM de arroz, en una superficie de 167.249.103 ha, para un rendimiento promedio de 4.601,9 Kg.ha⁻¹, en 98 países, lo cual es un indicador de la gran diversidad de ambientes agroecológicos en los cuales se cultiva el arroz. Asimismo para el año 2017, por superficie cosechada, el arroz fue el segundo cultivo a nivel mundial, después del cultivo del maíz y por producción, el cultivo del arroz alcanzó el tercer lugar a nivel global, luego de los cultivos de la caña de azúcar y del maíz.

El cultivo de arroz, es extensamente sembrado en el Ecuador, ocupa la mayor área entre todos los productos agrícolas cosechados. Según la FAO (2019) en el año 2017 el Ecuador produjo 1.066.614 TM, en una superficie de 358.100 ha, para un rendimiento 2.978,5 Kg.ha⁻¹, el cual es inferior al rendimiento mundial, teniendo como las principales provincias productoras a Guayas (53%), Los Ríos (38%) y Manabí (4%). (Castro, 2017)

En los actuales momentos en el cultivo del arroz en Ecuador, se ha detectado la afectación de insectos plagas, tales como el chinchorro de la pata (*Tibraca limbativentris* S.), chinche de la espiga (*Oebalus ornatus* S.), e hidrelia (*Hidrelia* sp.) y de enfermedades como la piricularia (*Pyricularia oryzae*), el manchado y vaneamiento del grano (*Sarocladium oryzae* S., *Bipolaris oryzae* B., *Alternaria padwcki* G., *Ustilaginoides virens* C. y otros). Asociado a ellos también existe otro organismo que afecta y limita considerablemente el crecimiento, desarrollo y producción de la planta, como lo es el nematodo lesionador de las raíces *Hirschmanniella* spp.

El nematodo *Hirschmanniella* spp. es un endoparásito obligado migratorio que pertenece a la familia Pratylenchidae (Wiley Online Library, 2009) que está afectando a las raíces, mostrando su sintomatología en la parte aérea de la planta, y manifestando su presencia por el amarillamiento y marchitez del área foliar. Es importante destacar que cuando el ataque del nematodo *Hirschmanniella* spp. es intenso, el sistema radical infectado presenta un color amarillento que cambia a un color marrón, tornándose oscuro, producto del necrosamiento. (Crozzoli y Jiménez-Pérez, 2015)

Hirschmanniella spp., en la actualidad se encuentra diseminado en todas las plantaciones arroceras del mundo. En el Continente Asiático es considerado como uno de los factores limitantes más importantes de la producción de arroz e incluso se encuentra ocasionando daños a otros cultivos como maíz, caña de azúcar, algodón, entre otros (Wiley Online Library, 2009), infesta el 58% de los arrozales del mundo, lo que provoca un 25% de pérdidas en el rendimiento. Según Bauters (2015), el nematodo de la raíz del arroz (*Hirschmanniella oryzae*) es el más abundante en los campos de arroz inundados y se distribuye en todo el mundo, el mismo puede causar severas reducciones de rendimiento y pérdidas económicas en condiciones ambientales específicas.

Algunos de los síntomas del daño de *Hirschmanniella* spp. sobre las plantas de arroz es que se atrofian, presentando menos macollas y deficiente llenado de granos, pudiendo causar una pérdida de rendimiento del 10-36%. *Hirschmanniella* spp sobrevive tanto en suelo húmedo como seco. (Randhawa y col, 2006)

En el Ecuador, el nematodo *Hirschmanniella* spp. también ha sido encontrado en plantaciones de arroz bajo riego. Triviño y col. (2016) indicaron que en la provincia de Guayas, la máxima densidad poblacional registrada ha sido de 2.815 nematodos en 10 g de raíces y 1.357 en 100 cm³ de suelo.

El nematodo tiene la particularidad, de que, siendo un endoparásito migratorio, en el momento en que la raíz se necrosa, tiende a migrar buscando nuevas raíces de plantas vecinas e infectándolas; no obstante, su capacidad de permanecer inactivo en estado de huevos o juveniles en las raíces muertas de los rastrojos del arroz, lo vuelve mucho más peligroso. Evento que se torna preocupante para

el productor al momento de decidir que método de control utilizar para disminuir su incidencia y severidad del ataque. (Triviño y col., 2013)

Entre las estrategias de control biológico que se utilizan para contrarrestar esta problemática, se dispone en teoría con un agente biocontrolador, como lo es la bacteria *Pasteuria* sp., la cual es bio reguladora de nematodos fitoparásitos del suelo, que ha demostrado ser uno de los principales enemigos naturales de *Hirschmanniella* spp. en arroz, y de varios nematodos que afectan a cultivos como maíz, banano, plátano, soya, tomate, entre otros. La bacteria parasita al nematodo porque llena su cuerpo de endosporas para posteriormente explotar, dejando en libertad las mismas que regresan al suelo para nuevamente infectar otros nematodos y repetir el ciclo. (Piedra-Naranjo, 2008)

Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre su efecto biocontrolador se han enfocado en las interacciones de *Pasteuria* penetrans con los nematodos del género *Meloidogyne* spp, (formadores de agallas) que se reproducen partenogenéticamente como *Meloidogyne* incognita, *M. javanica* y *M. arenaria* Chitwood (Sayre y col., 1988). Tal es el caso de Triviño (2001) quien señaló que en Ecuador la bacteria *P. penetrans*, parasita al segundo estadio juvenil de *Meloidogyne* (J2), completando el ciclo de vida en el interior de la hembra de este nematodo entre 3 a 4 semanas, convirtiéndola en un saco lleno de esporas de la bacteria (aproximadamente dos millones).

Son muy pocos los reportes de investigaciones a nivel mundial de la presencia o interacción entre la bacteria *Pasteuria* sp y el nematodo *Hirschmanniella* spp. entre los cuales se mencionan los realizados por Sayre y Starr (1988), en el estado de la Florida, USA, con el nematodo *Hirschmanniella gracilis*; y por Sturhan (1988), en Filipinas, con las especies de nematodos *H. mucronata* y *H. oryzae*. Aún mucho menos, si se toma como hospedero al cultivo del arroz.

Por tanto, en virtud de la importancia mundial y para el Ecuador del cultivo del arroz y de la amenaza que representa el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp sobre su rendimiento físico y económico, se ha realizado la presente investigación, cuyo objetivo es plantear un “Diagrama causal de un modelo teórico-hipotético de relaciones entre la bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. y el cultivo de arroz (*O. sativa*) como hospedero”, cuyo propósito es tener una visión sobre la posible utilización de la *Pasteuria* sp. para el control de *Hirschmanniella* spp. en el mencionado cultivo.

A tal fin, se ha realizado una revisión del estado del arte, a través de la metodología de investigación documental de fuentes primarias y secundarias, así como del análisis reflexivo de la documentación científica consultada.

DESARROLLO

Hospedero: El cultivo del arroz

Según el INIA (2004), la planta de arroz es una hierba anual con tallos redondos, huecos y finamente estriados, con hojas bastantes planas de tipo lineal y panícula terminal. Esta evolución o ciclo de vida de la planta da lugar a la existencia de variedades de arroz de ciclo corto (105-120 días), intermedio (130-150 días) o largo (mayor de 150 días).

La práctica del riego en arroz y básicamente el adecuado manejo del agua, es de importancia capital para obtener altos rendimientos. El mantenimiento de la lámina de agua contribuye en gran parte al control de malas hierbas en el cultivo, por cuanto evita la recuperación de aquellas malezas afectadas parcialmente por el herbicida, y al mismo tiempo limita el desarrollo de especies que no proliferan bajo condiciones de inundación. Por otra parte, la práctica de inundación crea en el suelo un ambiente favorable para el aprovechamiento y absorción de nutrimentos por parte de la planta. (INIA, 2004)

Estas condiciones de humedad que favorecen el desarrollo del cultivo del arroz, también favorecen el incremento de la población de nematodos en la rizosfera, el contenido de humedad óptimo para los nematodos en general, se encuentra entre el 40 y 80 por ciento de la capacidad de retención del suelo. (Union Carabidae Agricultura, 1995)

En cuanto a la fisiología del cultivo del arroz y su relación con los nematodos, ha sido reportado, que debido a que los nematodos se alimentan de las raíces y algunos completan su ciclo dentro de ellas, cualquier factor que afecte la condición fisiológica de la planta probablemente afectará la densidad poblacional de nematodos. (Tarte, 1980)

En el Ecuador el arroz de regadío representa el 60% de la superficie y el 40 % restante se siembra en tierras bajas de secano (INEC, 2012), lo cual representa un factor determinante en su productividad, sistema de producción y prácticas agronómicas aplicadas. Generalmente el arroz de secano, suele ser mucho menos productivo que el arroz cultivado con riego, especialmente en los años de poca lluvia. (SAG, 2003)

Parásito: El fitonemato *Hirschmanniella* spp y su manejo

Otros aspecto importante en el desarrollo del cultivo del arroz, lo representa su manejo fitosanitario, en particular de los nematodos fitoparásitos.

Más de una centena de especies de nematodos han sido reseñadas en el cultivo de arroz de secano y de inundación en muchos países (Bridge y col., 2005). En un estudio realizado en Costa Rica se encontraron las mayores poblaciones de nematodos de hasta 57.400 (huevos + juveniles de *Meloidogyne salasi*) por 100 gramos de raíces, en plantas de arroz (*Oryza sativa*) de 60 días. (López, 1992)

En el Ecuador, según Triviño y col (2016), fue identificada la presencia de nematodos en las plantaciones de arroz, siendo el nematodo del nudo de la raíz, *M. graminicola*, el más extendido y abundante.

Algunas especies han sido observadas en sistemas de siembra de secano o de riego, pero pocas son encontradas en ambas situaciones (Tabla 1). Las investigaciones han demostrado que un número relativamente bajo de especies están adaptadas a condiciones permanentemente de anegamiento. (Lima de Sousa, 2018)

Tabla 1. Fitonematodos asociados al cultivo del arroz

Fitonematodos	Reportada / Año	Ecosistema
<i>Aphelenchoides besseyi</i>	Christie, 1942	Tierras altas, riego, tierras bajas y aguas profundas
<i>Ditylenchus angustus</i>	(Buther, 1913) Filipjev, 1936	Tierras bajas y aguas profundas
<i>Criconemoides</i>	Taylor, 1936	Tierras altas, riego y tierras bajas
<i>Hemicycliophora</i>	De Man, 1921	Tierras altas
<i>Hemicriconemoides</i>	Chitwood & Birchfield, 1957	Tierras altas
<i>Helicotylenchus</i>	Steiner, 1945	Tierras altas y riego
<i>Heterodera</i> spp.	Rao & Jayaprakash, 1978	Tierras altas y riego
<i>Hirschmanniella</i> spp.	Luc & Goodey, 1964	Tierras bajas y aguas profundas
<i>Hoplolaimus indicus</i>	Daday, 1905	Tierras altas y riego
<i>Meloidogyne</i> spp.	Goeldi, 1892	Tierras altas, riego, tierras bajas y aguas profundas

<i>Pratylenchus</i> spp.	Filipjev, 1936	Tierras altas
<i>Rotylenchulus</i>	Linford & Oliveira, 1940	Tierras altas
<i>Tylenchorhynchus</i>	Cobb, 1913	Tierras altas y riego
<i>Xiphinema</i>	Cobb, 1913	Tierras altas

Fuente: Bridge y col., 2005; Geraert, 2010; Villanueva y col. 1992; Prot y col., 1994; citados por Lima de Sousa (2018)

Según esta fuente (Tabla 1), la *Hirschmanniella* spp. objeto de esta investigación, se presenta principalmente, en suelos en cultivos de arroz bajo riego.

En Myanmar, según Maung y col. (2010), la *Hirschmanniella oryzae* ha infectado el 90% de los campos de arroz, con una población de 10/100 ml de suelo y 419/20 g de raíces respectivamente. Asimismo, la mayor frecuencia de ocurrencia (94%) se encontró cuando los agricultores sembraban este cultivo en secuencia arroz-arroz.

El nematodo lesionador *Hirschmanniella oryzae* se encontró solo en plantaciones irrigadas donde su presencia era común, posiblemente debido a que se ve favorecida por una mayor humedad y a la práctica de no rotar los cultivos, es muy abundante en los arrozales, y la inundación del terreno es necesaria para que complete su ciclo. (Araya, 2008)

En Venezuela, para el caso del cultivo del arroz se han aplicado estrategia de manejo, como inundaciones, rotaciones, solarización del suelo, incorporación de abonos orgánicos y de extractos de plantas, entre otras; aun cuando, estas medidas son efectivas para una especie de fitonematodos no lo son para otra, como es el caso de las inundaciones que reducen las poblaciones de *M. salasi* pero mantienen a *Hirschmanniella* spp. o las siembras sin lámina de agua permanente que reducen las poblaciones de *Hirschmanniella* spp. pero se incrementan las de *M. salasi* y *Thichodorus. annulatus*. (Medina, 2008)

Biocontrolador: La bacteria Pasteuria sp

Las especies del género *Pasteuria* son bacterias Gram-positivas, formadoras de endosporas y son parásitos obligados, asociadas únicamente con hospedadores invertebrados (Sayre, 1993). Están ampliamente distribuidas en el mundo y parasitan a más de 300 hospedadores pertenecientes a 117 géneros de invertebrados y nematodos. (Atibalentja y col., 2004)

Según Piedra - Naranjo (2008), son considerables los progresos que se han obtenido en los últimos 10 años, para comprender la biología y la importancia de la *Pasteuria* sp., la cual es capaz de suprimir a nematodos formadores de agallas.

En este sentido, la bacteria *Pasteuria* sp. ha sido reportada asociada a una gran cantidad de especies de nematodos hospederos (>300) y en diversos ambientes con diferentes condiciones climáticas a nivel mundial (Hewlett y col., 1994 y Stirling, 1988), en 51 países de todo el mundo. (Sturhan, 1988)

También, el potencial biocontrolador de la bacteria *Pasteuria* sp. ha sido demostrado en 20 cultivos. Dentro de los nematodos que atacan se encuentran *Belonolaimus longicaudatus*, *Heterodera* spp., *Meloidogyne* spp. y *Xiphinema diversicaudatum* y este estudio que se centra a *Hirschmanniella* spp.

Aspectos taxonómicos y morfológicos

Se han descrito varias especies de *Pasteuria* que se diferencian por la preferencia del hospedador, sus características de desarrollo, y la talla y forma del esporangio y endosporas.

En el género *Pasteuria* sp, se han identificado seis especies nominales, entre ellas:

- *Pasteuria ramosa* (Metchnikoff) Starr et al. (especie tipo) que parasita las pulgas acuáticas (Cladocera: Daphnidae).
- *Pasteuria penetrans*, relacionada con nematodos formadores de agallas (*Meloidogyne* spp.),
- *Pasteuria thornei* Starr y Sayre, que parasita especies de nematodos lesionadores (*Pratylenchus* spp.). (Sayre y col., 1988)

- *Pasteuria nishizawae* (Sayre y col., 1991) encontrada parasitando nematodos de quistes de los géneros *Heterodera* Schmidt y *Globodera* Skarbilovich. (Sayre y col., 1991)
- *Pasteuria usgae* sp. nov., que parasita el nematodo de daga *Belonolaimus longicaudatus* Rau. (Giblin-Davis y col., 2003)
- *Pasteuria hartismeri* Bishop que parasita *Meloidogyne ardenensis* Santos (Bishop y col., 2007).

La especie más estudiada como agente de control biológico de nematodos ha sido *Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre y Starr (1989), ya que es un hiperparásito obligado de *Meloidogyne* (Tzortzakakis y col., 1997; Chen y Dickson, 1998; Davies, 2005; Davies, 2009). La misma tiene la siguiente ubicación taxonómica (EcuRed s.f.):

- Reino: Animalia
- División: Firmicutes
- Clase: Bacilli
- Orden: Bacillales
- Familia: Pasteuriaceae
- Género: *Pasteuria*
- Especie(s): *Pasteuria penetrans*

El modo de acción de *Pasteuria penetrans* ha sido descrito de la siguiente manera. Las endosporas se adhieren a la cutícula del segundo estadio juvenil del nematodo (J2) cuando estos se mueven a través del suelo. Cuando los J2s penetran en la raíz de la planta y comienzan a alimentarse, los ciclos de vida del nematodo y de la bacteria se acoplan, de forma que el desarrollo del nematodo, desde J2 a adulto, coincide con la multiplicación de la bacteria en el interior del cuerpo del nematodo y la formación de millones de nuevas endosporas.

Distribución y aspectos fisiológicos

Para Piedra-Naranjo (2008) *Pasteuria* sp. produce endosporas y se fija sobre la cutícula del nematodo, explicó, que cuando el nematodo entra en la raíz que infecta, las esporas van adheridas y que la bacteria germina en el interior del nematodo hembra, para transformarse más tarde, en una bolsa de esporas. En consecuencia, la hembra no puede reproducirse y muere al explotar bajo la presión de las esporas que se liberan nuevamente al suelo y se reinicia el ciclo.

El ciclo de vida se completa en aproximadamente 35 días a 30°C (Stirling, 1991). Alrededor de 2×10^6 endosporas maduras son liberadas cuando un nematodo hembra se rompe, cerrando así su ciclo biológico. De esta forma una única planta podría liberar 10^7 - 10^8 endosporas al suelo. (Preston y col., 2003; Darban y col., 2004)

Las bases para su potencial como agente de control biológico descansan en el hecho que la multiplicación de la bacteria se produce dentro del pseudoceloma de los nematodos infectados, lo que ocasiona la mortalidad de adultos y una pérdida de fecundidad de los supervivientes. Además, la movilidad de los juveniles y su capacidad de penetración en las raíces también se reduce cuando el número de esporas adheridas a un juvenil es superior a 20, por lo que su capacidad de infestación disminuye. (Stirling, 1984; Darban y col., 2005)

La bacteria y el nematodo responden de forma diferente a la temperatura y muestran una divergencia en cuanto a sus umbrales de temperatura basal y a su tasa de crecimiento. Así, la bacteria no produce esporas por debajo de 20° C, pero por encima de este umbral, la producción de esporas es mucho más rápida que la producción de huevos por parte del nematodo. (Hatz y Dickson, 1992)

Este hecho explicaría la mayor abundancia de la bacteria en zonas tropicales y subtropicales, con temperaturas medias más altas que en zonas de clima templado. La temperatura óptima para la adhesión de las endosporas y el desarrollo de *P. penetrans* sobre *M. incognita* y *M. arenaria* es de 25-30°C (Stirling, 1991; Hatz y Dickson, 1992), mientras que entre 15 y 20°C ocurren los más bajos niveles de adhesión y desarrollo. (Hatz y Dickson, 1992)

Características, multiplicación y producción

La alta especificidad de hospedante y su naturaleza de parásitos obligados de la *Pasteuria* (Chen y Dickson, 1998), ha imposibilitado que sea cultivada in vitro (Bishop y Ellar, 1991). El cultivo artificial de la *Pasteuria* spp ha tenido un éxito limitado; la producción en gran escala de endosporas depende del cultivo in vivo.

Stirling y Wachtel (1980) desarrollaron un método de producción in vivo en plantas de tomate infectadas con la bacteria y el nematodo, en el que las raíces de la misma se dejan secar al aire y se pulverizan, utilizando ese polvo como inóculo bacteriano. Las esporas así producidas mantienen su virulencia para el nematodo en situaciones de campo (Stirling, 1984; Tzortzakakis y col., 1999). No obstante, el método es demasiado caro para la producción de endosporas de la bacteria a gran escala, aunque podría ser viable, operativa y económicamente a pequeña escala para agricultores locales, si estos son bien entrenados en los criterios de aplicación y técnicas de producción. En la actualidad, *P. penetrans* aún no ha sido producida en masa in vitro, aunque se ha conseguido la reproducción in vitro de otras especies de *Pasteuria* como *Pasteuria bioscience*. (Hewlett y col., 2009)

Su condición de parásito obligado ha limitado el desarrollo de un producto comercial; sin embargo, la posibilidad de reproducirse a baja escala in vivo con su nematodo hospedante (Stirling y Wachtel, 1980), ha propiciado el desarrollo de investigaciones a diferentes niveles.

Ciancio y col. (1998) indicaron que en Perú lograron aislar al género *Pasteuria* asociado con el nematodo *Hoplolaimus galeatus*, La endospora y su punto central tuvo un diámetro de $4,5 \pm 0,4 \mu\text{m}$ y $1,9 \pm 0,2 \mu\text{m}$, respectivamente, lo cual difirió con otros aislamientos reportados en Norte América sobre el mismo nematodo.

Reseña Triviño (2001), que *P. penetrans* se encuentra en campos sembrados con soya y cultivos hortícolas de la región litoral del Ecuador, que tuvo un ciclo de vida de aproximadamente 3 a 4 semanas y se multiplicó in vivo, utilizando plantas susceptibles al nematodo *Meloidogyne*; no se pudo multiplicar in vitro. Un factor importante es la temperatura en la vida de ambos microorganismos (bacteria-nematodo), razón por la cual las esporas de las bacterias podrían prosperar en los valles cálidos de la región interandina.

Para la obtención de esporas de *P. penetrans*, según Triviño (2004b) se han extraído hembras de *Meloidogyne* de raíces de soya, frijol, tomate o cualquier otra planta infestada con el nematodo. El procedimiento de obtención consistió en la colocación de las esporas en un plato pequeño junto con los nematodos de segundo estadio (J2) y cuando estos presentaron entre 2 a 5 esporas adheridas a la cutícula (4-5 horas), se inocularon en plantas susceptibles al nematodo. Después de ocho semanas se cosecharon las plantas, las raíces se lavaron, se secaron al sol y se molieron en un molino eléctrico obteniendo un polvo fino con las esporas. Se construyeron camas para la multiplicación masiva de esporas, se llenaron con suelo que fue expuesto al sol y tratado con fungicida para eliminar cualquier patógeno, este suelo desinfectado se infestó con *Meloidogyne*, se incorporaron las esporas y se dejó de 5 a 7 días antes de sembrar para asegurar la adhesión de estas en la cutícula del nematodo. Después de la siembra o trasplante se dejaron 8 semanas, se extrajeron las plantas, se lavaron las raíces, se secaron al sol y se molieron. Este polvo contiene millones de esporas que están listas para ser aplicadas en los campos de producción de soya donde después de una aplicación la multiplicación de las esporas podría ser manejada con varios ciclos de cultivo.

Aspectos edafoclimáticos y agronómicos

Ese efecto controlador de la *P. penetrans*, puede ser regulado por las condiciones edafoclimáticas, en este sentido se han evaluado los efectos de factores abióticos sobre el control biológico de poblaciones de *Meloidogyne* spp, tales como la temperatura (Hatz y Dickson, 1992; Giannakou y col., 1999), la humedad (Chan y Gill, 1994), la textura y la composición iónica del suelo afectando la disponibilidad

de las esporas que se adhieren a la cutícula del nematodo (Mateille y col., 1995; Dabiré y Mateille, 2003). Finalmente, Spaul (1984), Mateille y col. (1995) y Giannakou y col. (1999) concluyeron que la eficacia de esta bacteria para controlar las poblaciones de nematodos a un nivel adecuado varió de acuerdo con las condiciones agroclimáticas, como la temperatura, la humedad y la textura del suelo.

Paralelamente, el parásito posee una gran ventaja sobre los nematicidas y es la posibilidad de incrementar la densidad de esporas sin coste adicional. El aumento de esporas en el suelo ocurre de forma natural, por la desintegración de hembras infectadas, o artificialmente, tras la incorporación de raíces secas pulverizadas al final de cada ciclo de cultivo. (Tzortzakakis y col., 1997)

En investigaciones realizadas por Gómez y col. (2010) observaron, que la bacteria formadora de endosporas *P. penetrans* (Thorne) Sayre y Starr, es un parásito obligado de *Meloidogyne* spp., la cual es considerada como uno de los agentes de control biológico más exitosos en la regulación de las poblaciones de estos nematodos. Stirling (1991) expresó que la importancia de la bacteria se debe a su agresividad y rusticidad y que sus principales ventajas se encuentran en la supervivencia prolongada de las endosporas en el suelo, resistencia al calor y desecación, inocuidad al hombre y los animales y la posibilidad de combinarse con prácticas culturales. (Javed y col., 2008)

Las ventajas que ofrece la *Pasteuria* y sus atributos como agente biocontrolador, han constituido las bases para el desarrollo de investigaciones que conlleven a su inclusión en los programas de manejo integrado de fitonematodos. (Gómez y col., 2010)

Tal es el caso de Triviño (2004a), quien a través de sus investigaciones demostró, que *P. penetrans* es un enemigo específico de *Meloidogyne* spp., se reproduce por esporas y el ciclo de vida en *M. incognita* atacando al tomate, frijol y soya, fue de 21 a 27 días bajo condición ambiental de la Estación Experimental Boliche del INIAP en la provincia del Guayas, Ecuador (24-30°C). Las esporas de *P. penetrans* se encuentran en cualquier tipo de suelo infestado con el nematodo.

Asimismo, Triviño (2004b) recomienda que para reducir las poblaciones de *Meloidogyne* spp. en campos de soya, las esporas de la bacteria *P. penetrans* se podrían aplicar con la sembradora o voleadora en mezcla con la semilla y el inoculante que fija nitrógeno, o al voleo manual en presiembra mezclando las esporas con suelo o con turba húmeda, para evitar que estas se pierdan con el viento. Indicó Triviño (2004b) que la dosis adecuada fue de 200 millones de esporas·m⁻² aplicada dos veces en un campo al inicio de cada ciclo de cultivo. La reducción de las densidades poblacionales del nematodo en el suelo y el incremento de la cantidad de esporas se obtienen con los ciclos sucesivos del cultivo.

Las anteriores recomendaciones sobre cómo utilizar las esporas de *P. penetrans* en el campo con el cultivo del tomate, pueden servir de referencia sobre su posible utilización en los cultivos de arroz.

Modelo Teórico Hipotético: Diagrama causal de relaciones entre el biocontrolador Pasteuria sp., el fitopatógeno Hirschmanniella spp. y el hospedero Oryza Sativa L

Tradicionalmente, se ha realizado un enfoque de las enfermedades en los cultivos, que se basa en la interacción entre el hospedero, el patógeno y las condiciones ambientales existentes. (Triángulo de la enfermedad)

Según Agrios (2005), si durante el momento en que entran en contacto la planta hospedante y el patógeno y por algún tiempo después las condiciones ambientales existentes son de demasiado frío, demasiado calor, mucha sequía o prevalece alguna otra condición ambiental extrema, es posible que el patógeno no pueda atacar a su hospedante o que éste sea resistente a dicho ataque, por lo que, aun cuando ambos componentes estén en contacto, no se produce enfermedad alguna en la planta hospedante.

Por lo tanto, al parecer, debe estar presente también un tercer componente (un conjunto de condiciones ambientales dentro de límites favorables) para que se desarrollen las enfermedades bióticas en las plantas.

Cada uno de los tres componentes muestra una considerable variabilidad y cuando alguno de ellos cambia de manera fortuita o por acción del agricultor en un tiempo determinado o indeterminado, existe la posibilidad de una mayor o menor influencia sobre el grado de severidad de la enfermedad dentro de cada una de las plantas y dentro de toda una plantación en general.

Como es el caso del componente cultivo, cuyo cultivar sembrado es resistente al patógeno, está en una etapa de crecimiento que no es susceptible al patógeno, se encuentra vigoroso bien nutrido o está sembrado adecuadamente, evitando condiciones microambientales favorables al patógeno, situaciones que suprimen el desarrollo de la enfermedad. Caso contrario, sería un cultivar susceptible, en una etapa de crecimiento vulnerable, poco vigoroso y sembrado inadecuadamente, sometido a estrés hídrico o nutricional, lo cual lo hace más vulnerable a la acción del patógeno.

Asimismo sucede con el patógeno, cuanto más virulento, abundante y activo sea, mayor será la capacidad patogénica de desarrollar la enfermedad.

De la misma manera, cuanto más favorables sean las condiciones ambientales que benefician al patógeno (como por ejemplo, la temperatura, la humedad y el viento) o que reducen la resistencia del hospedante, mayor será la magnitud potencial de la enfermedad. (Agrios, 2005)

El efecto del “tiempo” sobre el desarrollo de la enfermedad se hace evidente cuando se considera la importancia de la época del año (es decir, las condiciones climáticas y la etapa de crecimiento cuando el hospedante y el patógeno coexisten), la duración y frecuencia de la temperatura y lluvias favorables, el tiempo de aparición del vector, la duración del ciclo de una enfermedad en particular, la precocidad o demora de la madurez del hospedante, etc.

El factor “hombre” gestiona el tipo de plantas que crecen en un área determinada, su origen, grado de resistencia, densidad y época de siembra, así como también a través de sus prácticas agrícolas, como los métodos de control biológico y químico, el hombre afecta la cantidad de inóculo primario y secundario existentes para causar enfermedad en las plantas, así como otras muchas actuaciones que la gestión del agricultor pueden provocar el desarrollo descontrolado de las enfermedades de los cultivos o su control y supresión.

De esta manera, la probabilidad de que ocurra una epifitias aumenta cuando la susceptibilidad del hospedante y la virulencia del patógeno son mayores, cuando las condiciones ambientales se aproximan al nivel óptimo de crecimiento, reproducción y propagación del patógeno y cuando la duración de todas las combinaciones favorables es prolongada, siempre que no intervenga el hombre para reducir o detener la epifitias o por el contrario para agudizarla o hacerla crónica, con base a un inadecuado manejo de cultivo, como por ejemplo el monocultivo sucesivo en campos de arroz.

En este orden de ideas, Agrios (2005) propone un modelo con las interrelaciones que existen entre los factores que intervienen en las epifitias (Figura 1). El mismo ha sido ampliamente aceptado en la comunidad científica y técnica, y se ha convertido en una referencia obligada para entender cómo la relación entre los factores hospederos, patógenos, ambiente y el humano (manejo), sirven para mantener un cultivo sano y equilibrado, con niveles de productividad física y económica adecuados; o por el contrario tener un cultivo enfermo y desequilibrado, afectado negativamente en sus niveles de productividad física y económica, con altos niveles de riesgos ambientales y para la salud pública.

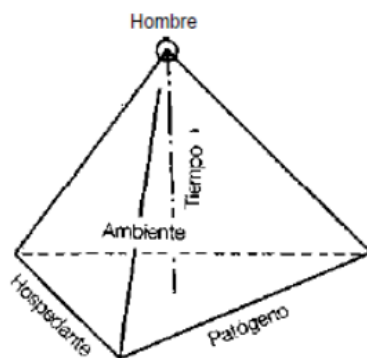


Figura 1. Interrelaciones que existen entre los factores que intervienen en las epifitias
Fuente: Agios (2005)

Esta investigación presenta un esquema un poco más complejo y aproximado a la realidad de una situación específica, como lo es la utilización de la *Pasteuria* sp. como alternativa biológica para el manejo del nematodo *Hirschmanniella* spp. en el cultivo de arroz.

A tal fin, se ha desarrollado un modelo de interacción específico, en el cual el patógeno *Hirschmanniella* spp. no solo interactúa con el cultivo del arroz y el ambiente (Factores bióticos y abióticos), sino que además, está siendo sometido a la acción supresora de un biocontrolador, como lo es la bacteria *Pasteuria* sp. un parasito obligado del mismo.

En este sentido, con base a la revisión teórica presentada en los apartados anteriores, se presenta un diagrama causal (Figura 2) del modelo teórico hipotético de las relaciones entre la bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. y el cultivo del arroz.

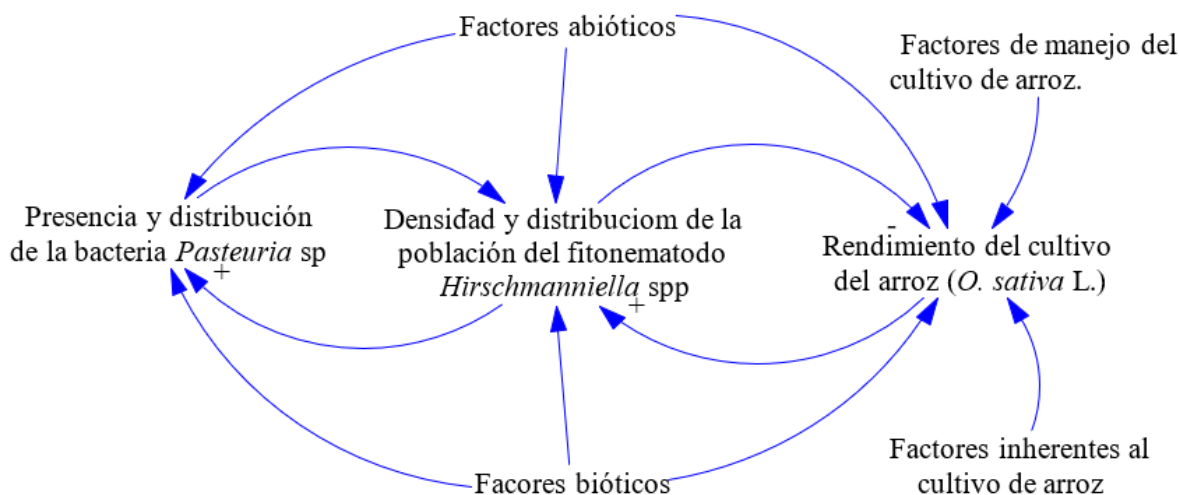


Figura 2. Diagrama causal del modelo teórico hipotético de relaciones entre la bacteria *Pasteuria* sp., el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. y el cultivo del arroz

En esta infografía (Figura 2), se observa como una mayor o menor presencia y distribución de la bacteria *Pasteuria* sp. puede incidir en una mayor o menor densidad y distribución de la población del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. lo cual en definitiva tiene un efecto positivo o negativo sobre los rendimientos del cultivo del arroz.

Toda esta interacción ocurre bajo la influencia de factores abióticos, tales como: la temperatura, los niveles de humedad del suelo, la textura y estructura del suelo, los niveles de macro, meso y micro nutrientes en el suelo y otras variables relacionadas principalmente, con el clima o con el suelo.

Por otra parte, la relación entre estos tres organismos vivos, también se ve influenciada por la interacción con factores de tipo biótico, relacionados por ejemplo con el contenido de materia orgánica en el suelo, la biodiversidad de la rizosfera del arroz, plagas y enfermedades de distinta naturaleza que ven facilitada su actividad por la acción mecánica de los nematodos fitoparásitos.

Asimismo, en la interacción, también concurren factores inherentes al cultivo del arroz, tales como su capacidad genética de tolerar o resistir el ataque de los nematodos fitoparásitos, su ciclo de vida, entre otros.

Finamente, la acción del “agricultor” también tiene efectos sobre la interacción entre estas tres especies. En primer término a través de un adecuado manejo del cultivo, con un enfoque orientado a dar las mejores condiciones agronómicas para que el arroz exprese su potencial genético y su vigor. En segundo término, a través del manejo de los aspectos fitosanitarios, con un enfoque orientado al debilitamiento de la acción patógena del nematodo fitoparásito (*Hirschmanniella* spp.) o de mantener sus equilibrios poblacionales en límites permisibles; y en tercer término a través de la aplicación de prácticas agronómicas que estimulen el incremento de la acción supresora de la bacteria biocontroladora (*Pasteuria* sp.).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Con base a la literatura científica consultada y el análisis de la misma, se puede concluir que:

1. El cultivo del arroz es hospedero del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp., a nivel mundial incluido Ecuador, pudiendo alcanzar en algunos casos niveles de ocurrencia y densidad relativamente altos, lo cual puede ocasionar reducciones considerables en el rendimiento de este importante cultivo.
2. El nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. se desarrolla mayormente en campos que presenten buena disponibilidad de agua, como es el cultivo del arroz, el cual se produce principalmente en sistemas de riego por inundación.
3. La bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., podría servir como agente regulador del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. en el cultivo del arroz, siempre y cuando las condiciones inherentes al cultivo, el manejo integral del mismo y las condiciones edafoclimáticas, así lo permitan y favorezcan.
4. Estos tres entes biológicos pueden interactuar entre sí, pudiendo alcanzar equilibrios favorables, que permitan al cultivo del arroz alcanzar rendimientos favorables con el menor efecto negativo sobre el ambiente y salud pública.

Por tanto se recomienda:

1. La realización de estudios de campo que permitan establecer la distribución y densidad del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. en el cultivo del arroz, así como su posible efecto sobre el rendimiento del mismo.
2. La realización de estudios experimentales que permitan establecer los síntomas y el efecto sobre el cultivo del arroz por parte del nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp.
3. Asimismo, el desarrollo de investigaciones orientadas a determinar el efecto biocontrolador de la bacteria *Pasteuria* sp. sobre el nematodo fitoparásito *Hirschmanniella* spp. y el cultivo de arroz (*O. sativa* L.), así como de las mejores condiciones edafoclimáticas y de manejo integrado del cultivo que viabilicen dicho efecto.
4. Profundizar el estudio sobre los métodos artesanales de multiplicación y producción a baja

escala in vivo de la bacteria biocontroladora *Pasteuria* sp., determinando su mejor manera de conservación, dosificación, momento de aplicación y otros aspectos de interés agronómico, para su aplicación en el cultivo del arroz, mientras se continúan las investigaciones para su propagación in vitro y producción a gran escala como agente biocontrolador.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrios, G. N. (2005). Plant Pathology. Quinta Edición. Elsevier Academic Press. EE.UU.
- Araya Blanco, E. (2008). Identificación, cuantificación y caracterización de densidades poblacionales de nematodos asociados al cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.) en la región
- Atibalentja, N., Jakstys, B.P., Noel, G.R. (2004). Life cycle, ultrastructure, and host specificity of the North American isolate of *Pasteuria* that parasitizes the soybean cyst nematode. *Journal of Nematology* 36 (2): 171-180.
- Bauters, L. (2015). How the plant-parasitic nematode *Hirschmanniella oryzae* is able to subdue the defense system of rice; a molecular analysis. PhD thesis, Ghent University, Ghent, Belgium.
- Bishop, A. H. y Ellar D. J. (1991). Attempts to culture *Pasteuria penetrans* in vitro. *Biocontrol Sci Tech.* 1991; 1:101-114.
- Bishop, A. H., Gowen, S. R., Pembroke, B., Trotter, J. R. (2007). Morphological and molecular characteristics of a new species of *Pasteuria* parasitic on *Meloidogyne ardenensis*. *J. Invertebr. Pathol.* 96:28-33.
- Bridge, J.; Plowright, R. A.; Peng, D. (2005). Nematode parasites of rice. In: Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture – Second Edition (Luc, M., Sikora, R. A. and Bridge, J., eds). CABI Publishing, Wallingford, UK. CAB International. Pp. 87-130.
- Castro, M. (2017). Rendimiento de arroz en cáscara, primer cuatrimestre 2017. Quito- Ecuador. Disponible en: http://sinagap.agricultura.gob.ec/pdf/estudios_agroeconomicos/rendimiento_arroz_primer_cuatrimestre2017.pdf. Fecha de consulta: enero 2018.
- Chan, R. y Gill, J. P. (1994). Effect of abiotic factors on spores on spores attachment of *Pasteuria penetrans* to juvenile of *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.* 24:195-199.
- Chen, Z.X. and Dickson, D. W. (1998). Review of *Pasteuria penetrans*: biology, ecology, and biological control potential. *J. Nematol.* 30:313-340.
- Ciancio, A., Farfan, V. V., Torres, C. E. y Grasso, G. (1998). "Observations on a *Pasteuria* isolate Parasitic on *Hoplolaimus galeatus* in Perú". *Journal of Nematology. USA.*
- Crozzoli, R. y Jiménez-Pérez, N. (2015). Una revisión de las especies de nematodos fitoparásitos en Venezuela. Laboratorio de Nematología Agrícola. Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apto. 4579. Maracay 2101. Aragua. Disponible en: saber.ucv.ve/ojs/index.php/rev_agro/article/download/10708/10446. Fecha de consulta: diciembre 2017.
- Dabiré, K. y Mateille, T. (2003). Soil texture and irrigation influence the transport and the development of *Pasteuria penetrans*, a bacterial parasite of root-knot nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 36: 343-351.
- Darban, D. A.; Pembroke, B., Gowen, S. R. (2004). The relationship of time and temperature to body weight and number of endospores in *Pasteuria penetrans* infected *Meloidogyne javanica* females. *Nematology* 6: 33-36.
- Darban, D. A., Markhand, G. S., Jiskani, M. M., Chachar, Q., Mahar, A. N. (2005). The effect of different initial spore concentrations of *Pasteuria penetrans* on the infection of root-knot nematodes over three host crop cycles. *Indus Journal of biological Sciences* 2 (1S): 143-148.
- Davies, K. G. (2005). Interactions between nematode and microorganisms: bridging ecological and molecular approaches. *Advances in Applied Microbiology* 57: 53-78.

- Davies, K. G. (2009). Understanding the interaction between an obligate hyperparasitic bacterium, *Pasteuria penetrans* and its obligate plant-parasitic nematode host, *Meloidogyne* spp. *Advances in parasitology* 68: 211-245.
- EcuRed (s.f.). *Pasteuria penetrans*. Visible en: https://www.ecured.cu/Pasteuria_penetrans. Recuperado el: 25.07.19.
- FAO (2019). Datos sobre alimentación y agricultura. Visible en: <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>. Recuperado el 06.08.2019.
- Geraert, E. (2010). *Criconematidae of the world: identification of the family Criconematidae (Nematoda)*. Gent: Academia Press.
- Giannakou, I. O., Pembroke, S. R., Gowen, S. R. y Douloupaka, S. (1999). Effects of fluctuating temperatures and different host plants on development of *Pasteuria penetrans* in *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology*. 31: 312-318.
- Giblin-Davis, R. M., Williams, D. S., Bekal, S., Dickson, D. W., Brito, J. A., Becker, J. O., Preston, J. F. (2003). *Candidatus Pasteuria usgae* sp. nov., an obligate endoparasite of the phytoparasitic nematode *Belonolaimus longicaudatus*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53:197-2003.
- Gómez, L., Gandarilla, H. y Rodríguez, M. (2010). *Pasteuria penetrans* como agente de control biológico de *Meloidogyne* spp. *Revista de Protección vegetal*. Versión On-line ISSN 2224-4697. La Habana – Cuba. Disponible en: <http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci-arttext&pid=S1010-27522010000300001>. Fecha de consulta: marzo 2018.
- Hatz, B. y Dickson, D.W. (1992). Effect of temperature on attachment, development, and interactions of *Pasteuria penetrans* on *Meloidogyne arenaria*. *J. Nematol.* 24: 512-521.
- Huetar Norte (Cantónes de Los Chiles y San Carlos) de Costa Rica. Visible en: <https://repositoriotec.tec.ac.cr/handle/2238/2824>. Recuperado el 08.07.2019.
- Hewlett, T. E, Cox, R, Dickson, D. W, Dunn, R. A. (1994). Occurrence of *Pasteuria* spp. in Florida. *Supplement to Journal of Nematology*. 1994; 26(4S):616-619.
- Hewlett, T. E., Thomas, E., Stetina, S. R., Schmidt, L. M., Waters, J. P., Simmons, L. J., Rich, J. R. (2009). Identification of *Pasteuria* spp. That parasitize *Rotylenchulus reniformis*. *Journal of Nematology* 41: 338.
- Instituto Nacional de Estadísticas y Censo (INEC). (2012). Datos Estadísticos III Censo Agropecuario. Guayaquil, Ecuador. Disponible <http://sinagap.agricultura.gob.ec/arroz-spr-2>. Recuperado el 06.07.2019.
- Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). (2004). *El Cultivo del Arroz en Venezuela*. Comp. Orlando Páez; Edit. Alfredo Romero. Maracay. 202 p. (Serie Manuales de Cultivo INIA N° 1).
- Javed, N; El-Hassan, S; Gowen, S; Pemproke, B.; Inam-ul-Haq, M. (2008). The potential of combining *Pasteuria penetrans* and neem (*Azadirachta indica*) formulations as a management system for root-knot nematodes on tomato. *Eur J Plant Pathol.* 120:53-60.
- Lima de Sousa, R. (2018). *Nematoide das Lesões Radiculares (Pratylenchus spp.) no Cerrado Brasileiro com Ênfase nos Danos Causados à Cultura do Arroz*. Visible en: <http://repositorio.unb.br/handle/10482/34827>. Recuperada el 12.07.2019.
- López, R. (1992). Estimación de la densidad crítica de *Meloidogyne salasi* (Nemata:Heteroderidae) en arroz. Proyecto N° 813-92-581 presentado a la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica. 23p. (sin publicar).
- Maung, Zin Thu Zar; Kyi, Pyone Pyone; Myint, Yi Yi; Lwin, Thein; & Waele, Dirk de. (2010). Occurrence of the rice root nematode *Hirschmanniella oryzae* on monsoon rice in Myanmar. *Tropical Plant Pathology*, 35(1), 003-010. <https://dx.doi.org/10.1590/S1982-56762010000100001>.
- Mateille, T., Duponnois, R. y Diop, M. T. (1995). Influence des facteurs telluriques abiotiques et de la plante hôte sur l'infection des nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*. *Agronomie*. 15:581-591.
- Medina, A. (2008). Contribución al estudio de los nematodos fitoparásitos asociados con el cultivo del arroz en Venezuela. Tesis doctoral, Universidad Central de Venezuela, Facultad de

Agronomía, Maracay, Venezuela, 141 pp.

- Palau, M. T. (2000). Relación hospedero-parásito *Trypanosoma cruzi*. MVZ-Córdoba; 5(1):33-37.
- Piedra-Naranjo, R. (2008). Manejo biológico de nematodos fitoparásitos con hongos y bacterias. Disponible en: <https://dialnet.unirioja.es/descarga/articulo/4835677.pdf>. P. 123 – 132. Fecha de consulta: marzo 2018.
- Preston, J. F.; Dickson, D. W.; Maruniak, J. E.; Nong, G.; Brito, J. A.; Schmidt, L. M. y Giblin-Davis, R. M. (2003). *Pasteuria* spp. Sistemática y filogenia de parásitos bacterianos de nematodos fitopatógenos. The Journal of Nematology 35: 198-207. Traducido del inglés. Disponible en: <https://translate.google.com/translate?hl=es&sl=en&u=https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2620627/&prev=search>. Fecha de consulta: mayo 2018.
- Prot, J. C.; Soriano, I.; Matias, D. (1994). Major root parasitic nematodes associated with irrigated rice in the Philippines. Fundamental and Applied Nematology, 17:75-78.
- Randhawa, G. J, Shashi Bhalla, V., Chalam, Celia, Vandana Tyagi, Desh Deepak Verma and Manoranjan Hota (2006). Document on Biology of Rice (*Oryza sativa* L.) in India. National Bureau of Plant Genetic Resources, New Delhi. Alpha Lithographics Inc., New Delhi-110028.
- Sayre, R. M., Starr, M. P., Golden, A. M., Wergin, W. P. and Endo, B. Y. (1988). Comparison of *Pasteuria penetrans* from *Meloidogyne incognita* with a related mycelial and endospore-forming bacterial parasite from *Pratylenchus brachyurus*. Proc Helminthol Soc Wash.55:28-49. Fecha de consulta: marzo 2018.
- Sayre, R. M., and M. P. Starr. (1988). Bacterial diseases and antagonisms of nematodes. Pp. 69-101 in G. O. Poinar, Jr., and H.-B. Jansson, eds. Diseases of nematodes. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Sayre, R. M. and Starr, M. P. (1989). Genus *Pasteuria* Metchnikoff, 1888. p. 2601-2615. In: Bergey's manual of systematic bacteriology. S. T. Williams, M. E. Sharpe and J. G. Holt (Eds.). The Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland, U.S.A.
- Sayre, R. M., Wergin, W. P., Schmidt, J. M. y Starr, M. P. (1991). *Pasteuria nishizawae* sp. nov., a mycelial and endospore-forming bacterium parasitic on cyst nematodes of genera *Heterodera* and *Globodera*. Res. Microbiol.142:551-564. Fecha de consulta: marzo 2018.
- Sayre, R. M. (1993). *Pasteuria* Metchnikoff (1888). In: *Bacillus subtilis* and other gram-positive bacteria Biochemistry, Physiology, and Molecular Genetics. Sonenshein, A. L., Hoch, J.A., R, Losick, R., (Eds.) American Society for Microbiology. Washington, USA. Pp. 101-111.
- Secretaría de Agricultura y Ganadería de Honduras (SAG). (2003). Manual técnico para el cultivo de arroz. (*Oryza sativa*). 59 p. Visible en: <https://curlacavunah.files.wordpress.com/2010/04/el-cultivo-del-arroz.pdf> Recuperado el 06.07.2019.
- Spaull, V. W. (1984). Observations on *Bacillus penetrans* infecting *Meloidogyne* in sugarcane Wolds in South Africa. Rev. Nématol. 7: 277-282.
- Stirling, G. R y Wachtel, M. F. (1980). Mass production of *Bacillus penetrans* for the biological control of root-knot nematodes. Nematologica. 26: 308-312.
- Stirling, G. R. (1984). Biological control of *Meloidogyne javanica* with *Bacillus penetrans*. Phytopathology 74: 55-60.
- Stirling, G. R. (1988). Biological control of plant parasitic nematodes. p. 93-139. En: Poinar, G.O. y H.B. Jansson (Eds.). Diseases of nematodes, Vol. 2. CRC Press, Inc., Florida.
- Stirling, G. R. (1991). Biological control of plant parasitic nematodes. Progress, problems and prospects. CAB International, Wallingford. 282 p.
- Sturhan, D. (1988). New host and geographical records of nematode-parasitic bacteria of the *Pasteuria penetrans* group. Nematologica 34:350-356.
- Tarte, R. (1980). La importancia del conocimiento de la biología y comportamiento de los nematodos parásitos del banano en el desarrollo de nematodos eficientes de control. Proyecto UNCTAD/PNUD/UPEB. 16p.
- Triviño, C. (2001). *Pasteuria penetrans* el enemigo más promisorio del nematodo agallador de raíces *Meloidogyne* spp. Boletín divulgativo N° 290. Departamento Nacional de Protección Vegetal. Estación Experimental Boliche. PROMSA-INIAP.

- Triviño, C. (2004a). Tecnología biológica para el manejo del nematodo agallador de raíces *Meloidogyne* spp. en tomate. Boletín Técnico N° 109. Departamento Nacional de Protección Vegetal. Sección Nematología. Estación Experimental Boliche. INIAP-PROMSA. Proyecto IG-CV-040.
- Triviño, C. (2004b). Tecnología biológica para el manejo del nematodo agallador de raíces *Meloidogyne* spp. en soya. Boletín Técnico N° 110. Departamento Nacional de Protección Vegetal. Sección Nematología. Estación Experimental Boliche. INIAP-PROMSA. Proyecto IG-CV-040.
- Triviño, C., Navia, D. y Velasco, L. (2013). Guía para reconocer daño en raíces y métodos de muestreo y extracción de nematodos en raíces y suelo. Boletín Divulgativo No 433. Departamento Nacional de Protección Vegetal. INIAP-Ecuador.
- Triviño, C., Navia-Santillán, D., y Velasco, L. (2016). Plant- Parasitic nematodes associated with rice in Ecuador. *Nematropica*. 46(1):45-53.
- Tzortzakakis, E. A., Channer, A. G. D., Gowen, S. R., Ahmed, R. E. A. (1997). Studies on the potential use of *Pasteuria penetrans* as a biocontrol agent of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Plant Pathology* 46 (1): 44-55.
- Tzortzakakis, E. A., Verdejo-Lucas, S., Ornat, C., Sorribas, F. J., Goumas, D. E. (1999). Effect of a previous resistant cultivar and *Pasteuria penetrans* on population densities of *Meloidogyne javanica* in greenhouse grown tomatoes in Crete, Greece. *Crop protection* 18: 159-162.
- Union Carabidae Agricultural (1995). Los nematodos y su control. 39p.
- Villanueva, L. M.; Prot, J. C.; Matias, D. M. (1992). Plant-parasitic nematodes associated with upland rice in the Philippines. *Journal of Plant Protection in the Tropics*, 9:143-149.
- Wiley Online Library (2009). *Hirschmanniella* spp. EPPO bulletin. Disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2338.2009.02324.x/full>. Fecha de consulta: enero 2018.